# Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen.

Von

**L. J. Čelakovský.**

---

In meiner Arbeit »Die Gymnospermen«, welche im Jahre 1890 in den Abhandlungen der k. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. erschienen ist, und aus welcher im selben Jahre diese Jahrbücher Bd. XII. Heft 5 im Litteraturbericht S. 66 einen Auszug brachten, habe ich über die so strittigen weiblichen Blüten der Coniferen folgende Erklärung abgegeben.

1. Bei den älteren Taxaceen sind die Carpelle auf einzelne Ovula reduciert, nicht etwa in der Weise, dass neben den Samenanlagen besondere Fruchtblätter unterdrückt wären, sondern indem das auf ein Minimum reducierte monomere Carpell sein einziges Ovulum terminal trägt. Bei *Ginkgo* sind meist 2 solche Ovularcarpelle, ausnahmsweise auch 2 decussierte Paare derselben entwickelt und das unter dem terminalen Ovulum befindliche Fruchtblatt streckt sich manchmal noch stielartig; bei *Cephalotaxus* besteht die Blüte constant aus 2 solchen Ovularcarpellen. Bei den Podocarpeen ist die ganze Blüte auf ein einziges, zu seinem Stengelglied terminales Ovularcarpell reduciert; bei den Taxeen ist ebenfalls nur ein Carpell (als Ovulum) vorhanden, aber terminal zu einer 2—3 Schuppenblattpaare tragenden Achse. Das Ovulum hat bei *Ginkgo* und *Cephalotaxus*, gleich wie bei den Cycadeen, nur 1 dickes, später zweischichtiges Integument, bei *Ginkgo*, wie bei *Cycas*, noch einen kelchartigen, dem echten Arillus der Angiospermen vergleichbaren Kragen am Grunde. An Stelle dieses einen zweischichtigen Integuments sind bei den Podocarpeen und Taxeen zwei getrennte Integumente entwickelt, welche aber bei *Podocarpus* auch schon hoch hinauf vereinigt sind. Diese weiblichen Blüten sind axillär zu Schuppenbrakteen und in ährige, manchmal nur 1—2blütige Inflorescenzen zusammengestellt, nur bei *Ginkgo* sind sie axillär zu Laubblättern der Kurztriebe.

2. Bei den Araucariaceen, welche als die fortgeschrittenere Familie anzusehen sind, ist das äußere Integument (welches schon bei der Podocarpee *Microcachrys* einseitig offen erscheint) vergrößert und samt der

Basis des Ovularcarpells flach ausgebildet und trägt, analog der Grundspreite eines verlaubten Ovulums der Angiospermen, sein inneres Integument mit Nucellus auf seiner morphologischen Unterseite. Es stellt nun ein schuppenförmiges Carpell dar, dessen unterseitiges Ovulum nur vom inneren Integument um den Nucellus gebildet wird. Zwei bis mehrere solcher Carpelle sind in einer axillären Blüte der ährenförmigen Inflorescenz vorhanden, collateral, und zwar mit ihren morphologischen Oberseiten gegen das Deckblatt gewendet, zu einer »Fruchtschuppe« (Symphyllodium) vereinigt (verschmolzen). Nur bei *Araucaria* und *Agathis* (*Dammara*) ist die axilläre Blüte auf ein einziges solches Carpell reduciert, bei letzterer ist dieses schuppenförmige äußere Integument sogar fast ganz ablastiert.

Diese gewiss richtige Theorie der weiblichen Coniferenblüten hat entgegenstehender Vorurteile wegen bisher nicht durchzudringen vermocht, während die irrtümliche Eichler'sche Lehre auch in den neuesten Lehrbüchern bevorzugt wird. Was die Araucariaceen, speciell die Abietineen betrifft, so hat neuestens Noll[1]) wenigstens für *Larix* die Zusammensetzung der Fruchtschuppe aus zwei, ihr Ovulum auf der Unterseite tragenden Fruchtblättern eines Achselsprosses, die in durchwachsenen Zapfen so klar zu Tage tritt, wiederum bestätigt, nachdem Velenovsky schon 1888 in der »Flora« ganz unzweideutige Auflösungen dieser Fruchtschuppen in continuirlicher Series abgebildet hatte. Eine Bestätigung meiner Auffassung der Ovula der Taxaceen kam mir jedoch, wenigstens was *Ginkgo* betrifft, neuestens sehr unerwartet von Japan zu. Von Kenjiro Fujii wird im Botanical Magazin, Tokyo vol. X 1896 eine vorläufige Mitteilung publiciert unter dem Titel: On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of Ginkgo biloba L. Der japanische Autor referiert darin unter Anderem über meine Auffassung der weiblichen Blüten von *Ginkgo* in den »Gymnospermen«, »the most noteworthy recent work including the general morphological questions of *Ginkgo* flower«, und beschreibt dann und bildet ab sehr interessante abnormale Metamorphosen der Laubblätter von Brachyblasten der *Ginkgo biloba*, an deren Rändern mehr oder weniger vollkommene Samenanlagen in der Zahl von eins bis dreizehn und darüber entwickelt waren. Je mehr Eichen, desto weniger war von der Laubblattspreite eines solchen Fruchtblattes entwickelt; je weniger Ovula, desto vollständiger war die laubige Spreite erhalten. War nur ein Ovulum am Blattrande ausgebildet, so war das Blatt manchmal nur auf ein paar kleinere Lappen reduciert, so dass ein solches Fruchtblatt bereits den Übergang zu einem gestielten Eichen bildete, dergleichen wiederum auf den axillären Blütenstielen vorhanden waren. Fujii bildet einen derartigen Blütenspross ab, der neun gestielte Eichen längs des Blütenstiels in spiraliger zerstreuter Stellung und am Ende eine beschuppte

1) Sitzungsberichte der Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1894.

Knospe gebildet hatte. Bemerkenswert ist noch der Umstand, dass auch die randständigen Ovula des laubigen Fruchtblattes sämtlich an ihrem Grunde die kelchartige Manschette des normalen Ovulums besaßen, welche allmählich in die Blattspreite überging.

Der Vergleich des fruchtbaren Laubblattes des Kurztriebes mit dem gestielten Ovulum des axillären Blütenstiels lehrt mit größter Deutlichkeit, dass auch das letztere ein Blatt des Blütensprosses ist, welches am Ende seines Blattstiels ein einziges terminales Ovulum trägt, indem nämlich dessen Spreite nicht weiter als nur mit dem einzigen Ovulum entwickelt ist. Die von Fujii besprochenen Abnormitäten bestätigen zunächst die Richtigkeit meiner Auffassung der Ovula von *Ginkgo*, damit auch der Taxaceen überhaupt, und bekräftigen auch noch aufs Neue die Wahrheit der Foliolartheorie des Ovulums. Auf dem mehrgliedrigen Laubblatte des Kurzzweiges werden die Integumente der randständigen Ovula (sowie der Ovula des Carpells von *Cycas*) von Abschnitten des Blattes gebildet, auf dem monomeren normalen Fruchtblatt des Blütenstieles bildet die ganze rudimentäre Spreite das Integument des terminalen Nucellus. Sowie die Spreite des Laubblattes dichotom zweispaltig erscheint, so wurden auch dichotome Fruchtblätter auf dem Blütenstiele beobachtet, deren Blattstiel in zwei, je ein Eichen tragende Arme sich spaltet, und deren Dichotomieebene auch richtig der Ebene des am Blütenstiel lateralen Blattes entspricht. Ganz richtig deduciert Fujii aus seinen Bildungsabweichungen den Satz: »The ovule is an organ of foliar nature and the cup-shaped swelling at its base is the reduced portion of the lamina of the carpellary leaf«.

Der Gegner der Foliartheorie des Ovulums, dem das letztere ein Organ *sui generis* bedeutet, wird wahrscheinlich einwenden, dass die ovulabildenden Laubblätter des Brachyblasts mit den Ovulis des Blütensprosses nicht identisch zu sein brauchen, dass unter den ersteren niemals einzelne Samenanlagen und unter den Eichen des Blütensprosses niemals ovulatragende Laubblätter beobachtet worden sind, dass also die Abnormitäten nur soviel bewiesen, dass die Ovula, als Homologa der Makrosporangien, die normal auf der Blütenachse entstehen, auch einmal abnormerweise am Rande der Laubblätter auftreten können.

Darauf wäre zu erwidern: Zugegeben, dass die Ovula nichts weiter sind als Makrosporangien, so zeigen bereits die Gefäßkryptogamen, dass die Sporangien stets Producte von Blättern, der Sporophylle, sind, selbst in dem Falle einiger Arten von Selaginella, wo sie an der Achse über dem Fruchtblatt oder in der Blattachsel angelegt werden; denn dieses Blatt ist doch darunter vorhanden und sie rücken auch später, wenn der Basalteil des Blattes aus der Achse sich ausgliedert oder hervorhebt, mit demselben empor und sitzen dann der Blattbasis auf, auf welcher sie bei den Lycopodien schon ursprünglich angelegt werden. Auch bei den Angiospermen werden die Ovula niemals ohne die zugehörigen Fruchtblätter erzeugt,

wenn sie auch, ähnlich den Selaginellen, bisweilen auf den Achsenscheitel (phylogenetisch) herabgerückt und von demselben (ontogenetisch) entsprungen erscheinen. Sie können auch nachträglich (wie bei den Gräsern und nach Payer bei *Ficus* und *Cannabis*) auf der Randnaht des Carpells wieder emporgehoben werden. Auf dem Blütenstiel von *Ginkgo* ist aber niemals eine Spur von Fruchtblättern unter den Samenanlagen zu bemerken. Auch die Manschette am Grunde des Ovulums ist kein Fruchtblatt, zu dem das Eichen axillär wäre, sie bildet sich ja unter den zahlreicheren Eichen des fruchtbaren Laubblattes ebenfalls, auch unter den einzelnen Eichen des Carpells von *Cycas*, sie gehört also entschieden dem Ovulum an. Die Ovula am Rande der von Fujii beobachteten Laubblätter waren niemals gestielt, weil der Stiel der Ovula des Blütensprosses eben dem Blattstiel der Laubblätter homolog ist. Es gehört auch nur wenig vergleichenden Scharfsinns dazu, um einzusehen, dass ein so reduciertes Fruchtblatt des Brachyblasten mit einem Ovulum, wie in Fujii's Fig. 2, wo das große zum Blattstiel bereits terminal gestellte Ovulum, eigentlich reifer Samen, nur noch von zwei Läppchen der Blattspreite am Grunde umgeben wird und wo aus der Naht des Integuments (resp. der Testa) noch ein Blattlappen hervorgewachsen ist, wenig mehr von einem gestielten Ovulum oder Samen des Blütensprosses verschieden ist. Soviel muss hiernach auch der Gegner der Foliolartheorie zugeben, dass das gestielte Ovulum ein Blatt ist, dessen laubige Spreite gänzlich reduciert oder überhaupt unentwickelt geblieben ist und dessen einziges Ovulum (samt Manschette) auf dem Blattstiel des Carpells terminal steht, während, wenn die Laubspreite mehr oder weniger gut entwickelt wird, die oft vermehrten Ovula randständig erscheinen. Wenn dann auch, wie gewöhnlich, der Blattstiel auf ein Minimum reduciert wird, so ist das Ovulum der Repräsentant eines ganzen Carpells. Dass auch die Manschette und das Integument Teile des Carpells selber sind, wird damit dem Bekenner des Organs *sui generis* freilich nicht streng bewiesen, obwohl es einem vorurteilsfreien Verstande sehr nahe liegt. Denn da der Nucellus zum Stiel des Carpells terminal ist, so kann sehr wohl das Integument samt Manschette von der Blattspreite gebildet sein; beim randständigen Ovulum wird die Hülle nur von einem Blattsegment gebildet. Den strengen Beweis liefern aber die bekannten Vergrünungsmetamorphosen der Ovula der Angiospermen.

Dass die uniovulaten Carpelle des Blütenstiels von *Ginkgo* niemals als ovulatragende Laubblätter entwickelt waren, erklärt sich durch die schwächlichere Ausbildung der Achse des Blütensprosses, welche eine Verlaubung der Carpelle nicht zulässt, sowie auch damit, dass diese Carpelle allerdings nicht aus Laubblättern entstanden sind, was man im Hinblick auf die fruchtbaren Laubblätter des abnormen Falles meinen könnte und was auch Fujii's Meinung gewesen ist. Doch hierüber später. Ebenso ist es begreiflich, dass die großen Laubblätter der kräftigen Brachy-

blasten nicht ganz auf die Einfachheit der normalen Carpiden reduciert werden.

Die Bildung der Ovula an den Rändern der Laubblätter widerlegt außerdem, wenn es dessen noch bedürfte, die früheren Ansichten der Antigymnospermisten, nach denen die Ovula der Coniferen primitive Fruchtknoten, also Blütensprosse, sein sollten, die weibliche Blüte von *Ginkgo* also eine Inflorescenz, und der erwähnte, von einer Endknospe beschlossene, mit spiraligen Carpellen besetzte Blütenspross widerlegt auch Van Tieghem's Meinung, dass der Blütenspross ein dichotom geteiltes einziges terminales Fruchtblatt eines reducierten Achselsprosses sei. Indessen hat doch Fujii auch solche einblättrige, aber dann auch nur ein terminales Ovulum tragende Achselsprosse beobachtet. Er sagt diesfalls: »Auf schwächer entwickelten Kurzzweigen trifft man öfters Blüten mit einem einzigen Ovulum auf schlankerem Stiele; Querschnitte durch einen solchen Stiel zeigen ein oder zwei Gefäßbündel in ähnlicher Lage wie die des Blattstiels eines Laubblattes, während Schnitte durch den Stiel einer normalen biovulaten Blüte gewöhnlich vier in zwei Symmetrieebenen gelegene Bündel zeigen. Ein Blütenstiel mit ein oder zwei Bündeln und mit einem Eichen ist somit als gleichwertig einem Blattstiel des Carpells zu erachten.«

Offenbar meint der Autor Achselsprosse, die auf ein einziges Sprossglied, d. h. ein Stengelglied mit terminalem Ovularcarpell reduciert waren. Hier, wo zwei und mehr Carpelle die Regel sind, ist die Reduction evident, und dies giebt eine gewichtige Zeugenschaft zu meiner Erklärung der axillären Ovula der Podocarpeen als ebensolcher monomerer Ovularsprosse. Die Deckblätter der letzteren sind keine Carpelle, sowie auch bei *Ginkgo* keine Carpelle geschwunden sind, zu welchen die Ovula axillär wären. Die Eichler'sche Lehre von der zu ihren Carpellen axillären Stellung der Ovula der Coniferen wird für *Ginkgo* durch Fujii's Beobachtung entschieden widerlegt, so wie sie für die Araucariaceen durch die wohlverstandenen Umbildungen durchwachsener Zapfen als unrichtig nachgewiesen worden ist.

---

Ich habe in der Abhandlung über die Gymnospermen weiter untersucht, in welchem Verhältnis das monomere, auf ein Ovulum reducierte Carpell (Ovularcarpell) zu den 2- bis 6-eiigen Fruchtblättern der Cycadeen stehen könne. Es lag auf der Hand, dass ein so enorm einfaches Fruchtblatt, wie es die Coniferen (und die Gnetaceen) besitzen, wie es aber in gleicher Einfachheit weder bei den tieferstehenden Pteridophyten, noch bei den höher organisierten Angiospermen wiedergefunden wird, nicht ursprünglich, sondern aus einem normalen und besser entwickelten Fruchtblatt mit seitlichen Eichen reduciert sein müsse. Ein solches typischeres mehreiiges Fruchtblatt besitzen aber die Cycadeen, insbesondere *Cycas*, eine Gattung, die auch unter den Cycadeen wegen ihrer, wie allgemein

angenommen wird, noch nicht perfect gewordenen, diaphytischen weiblichen Blüten, die an Vorkommnisse unter den Farnen (*Blechnum*, *Struthiopteris*) erinnern, besonders alt und ursprünglich zu sein schien. Wenn ein solches gefiedertes Carpell mit zu Ovulis umgebildeten unteren Fiedern auf ein einziges unterstes Ovularsegment reduciert würde, so müßte letzteres zum Blattstiel des Carpells terminal gestellt sein. In dieser Weise wäre auch sicher das Ovularcarpell von *Ginkgo* aus einem laubigen Fruchtblatt mit randständigen Samenanlagen entstanden zu denken, wenn die von Fujii beobachteten abnormal ovulatragenden Laubblätter atavistische Bedeutung hätten. Für eine solche Bedeutung scheint zu sprechen, dass der Brachyblast von *Ginkgo*, wie ich das schon in meinen »Gymnospermen« ausgeführt habe und was auch Fujii annimmt, dem Stamme einer *Cycas* entspricht und jedenfalls auch bei einem Vorahn eine Terminalblüte besaß, welche jedoch durch Seitenblüten ersetzt ward und verloren ging, indem die Achse rein vegetatives und unbegrenztes Wachstum erlangte. Die Erzeugung von Samenanlagen auf Blättern des Kurzzweiges hat also offenbar atavistischen Charakter. Doch folgt daraus nicht, das die Fruchtblätter der einstigen Terminalblüte pluriovulate Laubblätter gewesen sein müßten.

Als Ausgangspunkt für die Gymnospermen bot sich mir unter den Gefäßkryptogamen der nächste Verwandtschaftskreis der Ophioglosseen dar. Denn diese besitzen Eusporangien, welche den Rändern des Ventralabschnitts des Fruchtblattes entspringen und vorzüglich geeignet erschienen, durch Bildung von Hüllen aus ihrer Basis randständige Ovula nach Art des Carpells von *Cycas* zu producieren. Freilich mußten die Fruchtblätter der postulierten Archiophioglosseen, an welche sich die Gymnospermen anschließen könnten, einfacher gebaut sein, mit nur zwei Reihen von Sporangien, welche ebenso vielen reproductiv ausgebildeten Seitenabschnitten entsprächen, und ohne einen Ventralabschnitt. Diesen dachte ich mir aus einer in gleicher Weise weiter verzweigten Seitenfieder, die erst nachträglich in ventrale Stellung gelangt wäre, entstanden. Dafür fand sich ein Anhaltspunkt bei *Aneimia phyllitidis*, welche zwei basale fruchtbare Abschnitte besitzt, die offenbar zwei in ventrale Lage gerückten Seitenfiedern aequivalent zu sein scheinen.

Das älteste Fruchtblatt der Archiophioglosseen mußte aber gleich dem Ventralabschnitt der jetzigen Ophioglosseen rein reproductiv sein, der vegetative Dorsalteil, wie überhaupt die zugleich vegetativ ausgebildeten Fruchtblätter der meisten Farne und der Lycopodinen, konnten erst nachträglich durch Verlaubung oder »Vegetativwerden« der Sporangien (nach Nägeli's Ausdrucksweise) entstanden sein. Denn die zweite, antithetische Generation der Pteridophyten ist aus der zweiten Generation gewisser moosartigen (lebermoosartigen) Pflanzen hervorgegangen, aus einem Sporogon, einem rein reproductiven Organ, und zwar durch dessen Verzweigung,

durch einen fortschreitenden Process des Vegetativwerdens und durch Ampliation, die drei wichtigsten phylogenetischen Vorgänge. Die Sporenbildung des Sporogons ist auf das Blatt der Gefässkryptogamen übergegangen, woraus zu schließen ist, dass das erste einfachste reproductive Blatt selbst ein Sporangium war[1]). Ich sagte daher schon in meinen »Gymnospermen« (S. 127), dass nach einem notwendigen phylogenetischen Postulat »das ursprünglichste Blatt der Gefäßkryptogamen rein reproductiver Natur war, ein Sporangium, dann in Folge weiterhin eingetretener Verzweigung ein Sporangienstand (Sporangiophor), und dass aus einem solchen reproductiven Blatte erst durch Vegetativwerden oder Verlaubung desselben oder seiner Teile (seiner Blattglieder) das vegetative Blatt entstanden ist. Das sowohl vegetativ als reproductiv ausgebildete Sporophyll entstand durch Verlaubung eines Teils des ursprünglichen rein reproductiven Blattes, so bei den sehr alten Ophioglosseen und Psiloteen«.

Über das phylogenetische Verhältnis der Ophioglosseen zu den Psilotaceen und Lycopodiaceen habe ich mich schon in meinen »Untersuchungen über die Homologien der generativen Producte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefäßkryptogamen« in Pringsheim's Jahrbüchern, Bd. XIV, Heft 3, 1880 S. 349 wie folgt ausgesprochen. »Strasburger hat es bereits wahrscheinlich gemacht, dass das an der inneren Basis des Fruchtblatts bei *Lycopodium* entspringende Sporangium dem ventralen, jedoch auf ein Sporangium reducierten Blattzipfel der Ophioglosseen aequivalent ist. Eine wirkliche Reduction im phylogenetischen Sinne ist jedoch schwerlich anzunehmen, vielmehr ist es mir wahrscheinlicher, dass sowohl die Lycopodiaceen als auch die Ophioglosseen von einem gemeinsamen Stamme abstammen, der die einfachen Fruchtblätter der Lycopodiaceen besaß, und dass die reichere Verzweigung der beiden Abschnitte des fertilen Blattes der Ophioglosseen ganz selbständig progressiv erfolgt ist. *Phylloglossum* möchte jenem hypothetischen gemeinsamen Typus noch näher stehen«. Von dem Sporangienstand der Psilotaceen sagte ich, derselbe sei ein zwei bis drei (manchmal noch mehr) Sporangien tragender Blattteil, »ebenfalls homolog dem fertilen Blattteil der Ophioglosseen, aber nicht so stark wie bei Lycopodium reduciert, oder besser gesagt, durch Verzweigung des Lycopodiensporangiums herzuleiten«.

[1]) Der ungegliederte Embryo der Gefäßpflanzen ist doch dem embryonalen Moossporogon vollkommen homolog und aequivalent. Er besteht vor Anlage der Stammknospe, wenn diese wie bei den Monokotylen und *Ceratopteris* (nach Kny) später und im Vergleich zum Embryo schwächlicher, dann seitlich, angelegt wird, aus dem hypokotylen Stengelglied und dem dazu terminalen Kotyledon, es entspricht somit der Kotyledon dem Moossporangium, das hypokotyle Glied der Seta. Auch der so vorsichtige bryologische Forscher Leitgeb sah bereits ein, dass wir als Homologa der Sporogone (eigentlich ihrer Sporenkapseln) die Kotyledonen bezeichnen müssen. Aber der Kotyledon ist das erste Blatt und so sind gewiss auch alle folgenden Blätter homologe Umbildungen weiterer, durch Verzweigung entstandener Sporangien.

Zu derselben Auffassung ist, sie bestätigend, in mir erfreulicher Weise auch F. O. Bower in Folge seiner ausgezeichneten Studien über die Entwickelungsgeschichte und Morphologie der Lycopodiaceen, Psilotaceen und Ophioglossaceen[1]) neuestens gelangt. Auch dieser Forscher hält das ventrale Sporangium der Lycopodiaceen für das ursprünglichste Erzeugnis des Fruchtblattes, die ventralen Sporangiophoren der Psilotaceen und Ophioglosseen für weiter fortgeschrittene, daraus abgeleitete Gebilde. Der Referent in Bot. Zeitung 1897. Nr. 8, G. Karsten, bemerkt dazu: »Wenn nun Verfasser zeigt, dass sich die verschiedenen Formen in eine Reihe ordnen lassen, die von einfachen zu complizierteren morphologischen Verhältnissen schreitet, so ist damit nicht erwiesen, in welcher Richtung innerhalb der Reihe sich thatsächlich die Entwickelung bewegt hat«.

Das ist ganz richtig, aber der Verfasser hat sich keineswegs damit begnügt, zu zeigen, dass sich die Formen in eine Reihe ordnen lassen, sondern er sucht die Art der Entwickelung in einer, meines Erachtens sehr glücklichen Weise nachzuweisen, zum mindesten sehr wahrscheinlich zu machen. Er weist auf die Trabeculae der Sporangien von *Isoëtes* hin, welche durch sterile Ausbildung oder Vegetativwerdung gewisser Zellpartien des mehrzelligen Archespors entstehen. Es möchte schwer sein, dieses Sporangium von einer Gruppe verschmolzener Sporangien herzuleiten, und hat es auch wirklich noch Niemand versucht. Die Trabeculae bilden unvollständige Scheidewände zwischen den einzelnen Partien des ursprünglichen Archespors. Bei den Psilotaceen wird nun das primäre Archespor durch eine oder drei vollständige Scheidewände gleichen Ursprungs in zwei oder drei Kammern oder ebenso viele Archesporien radiär geteilt, welche sich vorwölben und ebenso viele, doch nicht vollständig getrennte Sporangien (die oft als ein zwei- und dreifächeriges Sporangium bezeichnet werden) bilden. Abnormer Weise, als Rückschlagserscheinung, können aber die sterilen Scheidewände wieder als fertile Zellen sich entwickeln und so das Archespor und das ventrale Sporangium, wie bei den Lycopodiaceen, wieder einfach werden. Den Sporangiophor von *Ophioglossum* betreffend, zeigt Bower, dass die Scheidewände zwischen den Archesporien der beiden Reihen ebenso sich bilden, wie die der Psilotaceen und weist hin auf die große Übereinstimmung zwischen dem tangentialen Querschnitt des subepidermalen Archespors von *Lycopodium* und der subepidermalen Zellschicht des Sporangiophors, aus welcher die einzelnen Archespore und Scheidewände bei *Ophioglossum* hervorgehen. Bei *Botrychium* wölben sich die einzelnen Sporangien, nachdem zuvor die Archespore wie bei *Ophioglossum* im Innern des noch einfachen Sporangiophors angelegt worden,

1) F. O. Bower, Studies in the morphology of spore-producing members. I. Equisetineae und Lycopodineae (Philosophical Transactions of the Royal society of London vol. 185 p I. 1894) — II. Ophioglossaceae. 1896.

nur bedeutend vor, wodurch die Verzweigung des letzteren und die freie Ausgliederung der Sporangien erfolgt. Es hat also nach BOWER bei *Ophioglossum* weder eine Versenkung ursprünglich getrennter Sporangien in das Blattgewebe, noch eine Verschmelzung derselben stattgefunden. *Ophioglossum* ist also primitiver, ursprünglicher als *Botrychium*, und noch weiter fortgeschritten ist *Helminthostachys*. Ich selbst habe bisher an eine Verschmelzung anfangs getrennter Sporangien bei *Ophioglossum* geglaubt, aber ich fühle mich jetzt gezwungen, BOWER's Auffassung für richtig zu halten, hauptsächlich auch noch wegen der analogen Zerteilungen der Pollenfächer einiger Angiospermen aus den Familien der Mimoseen, Oenothereen, Loranthaceen u. a. Die Zerfällung des ursprünglichen Archespors der Pollenfächer in einzelne Teilfächer erfolgt dort in ähnlicher Weise, wie die Bildung der Sporangien von *Ophioglossum*. Die Übereinstimmung dieser beiden Bildungen ist so groß, dass ich in meinen »Teratologischen Beiträgen zur morphologischen Deutung des Staubgefäßes« daraus auf eine nähere verwandtschaftliche Beziehung der Angiospermen zu den Ophioglosseen geschlossen habe. Es ergab sich daraus die Homologie eines gestreckten Pollenfachs der Angiospermen mit einer ganzen Reihe von Sporangien von *Ophioglossum*. Ich nahm an, das erstere sei aus der letzteren durch fertile Ausbildung der Scheidewände und damit bewirkte Vereinigung der ursprünglichen Fächer in ein Pollenfach entstanden, wobei aber der Umstand störend erschien, dass die gefächerten Staubfächer hauptsächlich bei höher stehenden Dicotylen gefunden werden. Damit stimmt besser die entgegengesetzte Annahme, dass nämlich bei gewissen Mimoseen etc. das männliche Sporangium, nachdem es sich verlängert, Partien seines früheren Sporengewebes in sterile Scheidewände umgewandelt hat. Analog stellt sich nun die größere Wahrscheinlichkeit heraus, dass der Sporangiophor von *Ophioglossum* nicht durch Verschmelzung freier Sporangien, sondern mittelst Zerteilung eines ursprünglichen Archespors in einem durch starkes Längenwachstum gestreckten Sporangium entstanden ist. Ich halte daher den von BOWER gegebenen Nachweis, der meine früheren Vorstellungen zum Teil berichtigt, für ein sehr wertvolles Resultat. Es besteht darin eine thatsächliche Stütze der Lehre vom Vegetativwerden sporogener Gewebe und der möglichen Umbildung eines reproductiven Organs, des Sporangiums, in ein z. T. vegetatives Gebilde. Schon bei *Ophioglossum* ist der mittlere Teil des Sporangiophors zwischen den beiden Reihen der Sporenfächer beträchtlicher vegetativ geworden, so dass sich sogar Gefäßbündel darin ausbilden; bei *Botrychium* verbleibt nach Ausgliederung der randständigen Sporangien ein rein vegetativer Träger derselben als ventraler Abschnitt in der Lage des ehemaligen Sporangiums. Die Consequenzen gehen aber noch weiter. Bei den Equiseten ist das Fruchtblatt selbst ein radiärer Sporangiophor, vergleichbar dem trisporangischen Sporangiophor von *Psilotum*, nur mit Ampliation des sterilen Gewebes in der schildförmigen

Form und einer größeren Zahl von Sporangien, aber mit der gleichen Scheidewandbildung zwischen den partiellen Archesporien, und mit der gleichen Ausgliederung der hiermit angelegten Sporangien wie bei *Botrychium*. Es folgt daraus, dass auch die Sporangiophoren der Equiseten aus ursprünglichen Sporangien hervorgegangen sein müssen, welchen aber, weil aus der Blütenachse direct entsprungen, so wie den gegenwärtigen Sporangiophoren der Equiseten, der morphologische Wert ganzer Blätter zukam. Darin liegt der directe Nachweis der oben zunächst nur deductiv aus der nicht zweifelhaften Entstehung der vegetativen Pflanze der Gefäßkryptogamen aus dem Moossporogon gewonnenen Anschauung, »dass das ursprünglichste Blatt der Pteridophyten ein Sporangium war«.

Die letzte Consequenz ist die, dass die rein vegetativen Blätter (wie Laubblätter) aus ursprünglichen Sporangiophoren oder Fruchtblättern, die rein vegetativen Blattabschnitte aus ursprünglichen Eusporangien verschiedener Verzweigungsgrade durch totales Vegetativwerden oder Verlaubung entstanden sind.

Bower war sich aber der Tragweite seines fruchtbaren, aus wohlerforschten Thatsachen geschöpften Gedankens nicht voll bewusst. Im Widerspruche zu demselben hängt auch er der falschen, für den Fortschritt der phylogenetischen Lehre hemmenden Idee an, dass die Sporangien, Ovula, Pollensäcke, Gebilde sui generis seien, ebenso selbständig wie Phyllome, Kaulome und Wurzeln, von den vegetativen Gliedern durch eine unüberschreitbare Kluft getrennt, Gebilde, welche entweder das sind, was sie ursprünglich sind, Fortpflanzungsorgane, oder überhaupt nicht sind. Er lässt die vegetativen Blätter, unabhängig von den Sporophyllen, als besondere Auswüchse an der Achse auftreten — bei denen man aber nicht begreift, wo sie herkommen — wiewohl er meint, dass sie andermal auch aus Sporophyllen durch Schwinden der Sporangien entstehen können. Die Sporangiophoren der Equiseten hält er darum nicht für Blätter, sondern für Erhebungen der Blütenachse, welche nach seiner »working hypothesis« aus dem Sporangium des embryonalen Sporogons hervorgegangen ist, und deren Archespor, in Partien zerteilt, in den Sporangien der Sporangiophoren zur Entwickelung gelangt. Wie aber dann die Sporangien auf die von ihnen total und ursprünglich verschiedenen Blätter der Lycopodiaceen und Farne, bei letzteren auf oft hohe Verzweigungsgrade gelangen können, ist mir bei solcher Anschauungsweise vollkommen unverständlich.

Bower beschränkt sein Princip also nur auf die Entstehung der von vegetativen Blättern und Blattteilen mehr verschiedenen Sporangiophoren aus Sporangien, und da ihm letztere als Gebilde sui generis gelten, so erklärt er auch die Sporangiophoren der Ophioglosseen für Gebilde sui generis, für fundamental verschieden von einem vegetativen Blattzipfel. Er polemisiert hierbei mit Goebel, der diesmal auf abnorme Vorkommnisse (fructificative Ausbildung einer unteren Seitenfieder oder vegetative Aus-

bildung des ventralen Sporangiophors bei *Botrychium*) gestützt, in seiner »Vergleichenden Entwickelungsgeschichte« den Sporangiophor ganz richtig für einen metamorphen Blattabschnitt erklärt hatte. Bower findet das — nicht mit Unrecht — inconsequent bei einem Autor, der in demselben Kapitel gegen die morphologische Verwendung der Abnormitäten eine strenge Philippika losgelassen hatte, welche Bower, auch ein Verächter der Abnormitäten, als »admirable« sonst beifällig aufnimmt. Es ist in der That kein Unterschied, ob der ventrale Sporangiophor von *Botrychium* in eine vegetative Spreite (Excrescenz), oder ob ein marginales Ovulum in einen vegetativen Blattzipfel sich umwandelt. Bower hat aber Unrecht, die Homologie des Sporangiophors mit einer ventralen Lamina zu leugnen, sowie Goebel mit Unrecht die Homologie des Ovulums und des Ovularblättchens in Abrede gestellt hat.

Es würde zu weit führen, wollte ich die Unverträglichkeit des Bower'schen Princips und des Dogma von dem Sporangium sui generis näher auseinandersetzen; es wird genügen, darauf hinzuweisen, dass die Möglichkeit, dass sich sporogenes Gewebe in steriles, vegetatives Gewebe umwandelt, die Möglichkeit einer totalen Umwandlung eines Sporangiums in ein vegetatives Blatt oder in einen vegetativen Blattzipfel in sich schließt. Denn wenn sich einzelne Partien des Archespors in vegetative Zellgewebsplatten umwandeln können, so besteht kein Grund zu zweifeln, dass auch das ganze Archespor in vegetatives Gewebe sich umwandeln kann. Wenn aber dies geschieht, so ist damit auch eine andere formelle Ausbildung des früheren reproductiven Organs verbunden, und zwar eine solche, die dem nunmehr vegetativ gewordenen Organ entspricht. Wenn z. B. die vierkantige Anlage einer Anthere vegetativ sich ausbildet, als das bekannte Blatt mit zwei oberseitigen Excrescenzflügeln, so sind doch die vier kantenartigen Vorsprünge der Anlage nichts anderes als Anlagen der Sporangien, und wenn deren Archespore in der Vergrünung vegetativ werden, so bilden sich doch eben die Anlagen als die vier Flügel des Excrescenzblattes aus. Es entspricht nicht der Thatsache, wenn gesagt wird, die Sporangien seien ganz geschwunden und wildfremde Blattteile haben sich dafür neu entwickelt, denn es sind dieselben Anlagen, welche sich normal als factische Sporangien, abnormal als Blattflügel ausbilden.

Das Bower'sche sehr richtige Princip der Umbildung sporogenen Gewebes in vegetatives lässt sich also nicht auf die Bildung der Sporangiophoren einschränken, sondern es ist dasselbe Princip, welches Nägeli als Vegetativwerdung generativer Organe und Gewebe aufgestellt hat und welches eine ganz enorme phylogenetische Bedeutung und Ausbreitung besitzt. Die Abnormitäten, welche als Vergrünung und Verlaubung generativer Organe bezeichnet werden, zeigen, dass jener Process, dem die Entwickelung der Gefäßpflanzen aus dem Moossporogon zu verdanken ist, im

Kleinen noch immer stattfindet. Dass die Botaniker das doch endlich einsehen möchten!

Meinen früheren phylogenetisch-morphologischen Ausführungen (»Gymnospermen«, »Homologien der generativen Producte« u. s. w.) lag aber ein bedeutsamer Irrtum zu Grunde, der mir erst in jüngster Zeit zum vollen Bewusstsein gekommen ist. Ich glaubte nämlich, dass die Verzweigung des primären Sporangiums als ältester Blattanlage, entsprechend dem Bau des vegetativen Blattes, sofort bilateral und dorsiventral erfolgt ist, und betrachtete die radiären Formen, z. B. die schildförmige der Fruchtblätter der Equiseten, als abgeleitet von der bilateralen, nach Analogie der schildförmigen Laubblätter, welche offenbar aus der allgemeinen bilateralen Form erst später sich gebildet haben.

Wenn man aber beachtet, dass die ältesten, dem primären blattwertigen Sporangium nächsten Formen eines Sporophylls diejenigen sein müssen, welche noch am wenigsten vegetativ geworden sind, so wird man finden, dass gerade diese Formen vollkommen oder annähernd radiären Bau zeigen, während der bilaterale den mehr vegetativ gewordenen eigen ist. Unter den Pteridophyten haben die Equiseten die am wenigsten vegetativ ausgebildeten Fruchtblätter, aber auch vollkommen radiären Bau, die Fruchtblätter der Lycopodinae und Filicinae sind schon mehr oder weniger vegetativ und zugleich bilateral ausgebildet. Häufiger haben in diesen Verwandtschaftskreisen höhere Verzweigungen des sonst bilateralen und mehr oder weniger verlaubten Fruchtblatts reineren reproductiven Charakter und dann auch radiären Bau. So die ventralen Abschnitte der Psilotaceen, die letzten, rippenartigen sporangientragenden Fiederchen von *Osmunda regalis*, auf denen (z. B. nach GOEBEL's Zeichnung) die Sporangien ringsherum stehen, die Receptacula der Hymenophyllaceen, Polypodiaceen, Cyatheaceen u. s. w., deren Sporangien ebenfalls radiär um das Receptaculum (das nicht laubig entwickelte reproductive Ende einer Blattfieder, von den Sporangienträgern von *Osmunda* morphologisch nicht verschieden) entwickelt sind. Die ventralen Sporangiophoren von *Ophioglossum* und *Botrychium* sind bereits mehr vegetativ, laubartig flach geworden, mit entwickelterem Vascularsystem, und darum auch bilateralen Baues (obwohl bei *Botrychium* die randbürtigen Sporangien mehr nach der dem Hauptblatt zugekehrten Oberseite des Sporangienträgers gewendet sind). Bei *Helminthostachys*, wo die Verzweigung der ventralen Fieder noch um einen Grad weiter geht, ist schon diese Fieder mehr radiär (BOWER l. c. Fig. 61) oder unvollkommen bilateral (ibidem Fig. 60); die secundären eigentlichen Sporangienträger aber sind bereits völlig radiär, mit (meist) im Quirl stehenden Sporangien. Unter den Gymnospermen hat *Welwitschia* ein perfect radiäres Staubblatt, welches genau so wie der Sporangiophor von *Psilotum* gebaut ist, unter den Coniferen *Taxus*, wieder schildförmig wie das Sporophyll von *Equisetum*. Die Staubblätter der übrigen Coniferen

sind um so weniger radiär gebaut, je mehr vegetativ ausgebildet. Aber auch die Staubblätter der Angiospermen, ebenfalls im Charakter wenig vegetativ gewordener Sporangiophoren, mit ihren vier übers Kreuz gestellten, nur durch ein schmales Connectiv getrennten Sporangien, zeigen noch den ursprünglicheren radiären Bau. Dagegen sind die weiblichen Fruchtblätter schon ausgiebig vegetativ geworden, besitzen daher den bilateralen Bau der Laubblätter, meist mit zwei randständigen Reihen von Macrosporangien (Samenanlagen), von der Stellung vegetativer Randfiedern; ja die Macrosporangien sind in ihrem unteren Teil selbst schon vegetativ geworden, daher sie dort eine oder zwei vegetative Hüllen aus sich hervorgehen lassen und in der Vergrünung, d. h. im weiter fortschreitenden Processe des Vegetativwerdens, durch alle Zwischenstufen, wie ich sie vielfach geschildert habe, in ein vegetatives Blättchen sich umbilden können. Ein Anklang an den ursprünglichen radiären Bau des noch rein reproductiven Fruchtblattes äußert sich aber noch darin, dass dann und wann die Ovula auch aus der Oberseite des Fruchtblattes (in besonders vermehrter Zahl bei *Butomus*, den Nymphaeaceen, *Papaver* u. s. w.) entspringen; das sind dann Excrescenzen, welche auf dem rein vegetativen bilateralen Laubblatt nur als Abnormität, ebenfalls als eine Art Rückfall in den radiären Bau, angetroffen werden.

Aus alledem erwächst uns mit vollkommener Sicherheit die Erkenntnis, dass die ursprünglichen rein reproductiven Fruchtblätter einen radiären Bau besessen haben, den sie auch jetzt noch, sofern sie nicht beträchtlicher vegetativ geworden, zur Schau tragen; während dem vegetativen Blatte der bilaterale Bau zukommt, den auch das Fruchtblatt annimmt, sobald es in merklichem Grade vegetativ oder laubig sich ausbildet.

Diese Erkenntnis ist auch für den Metamorphosenbegriff von Bedeutung, welchem bisher, besonders von Sachs, eine idealistische Tendenz vorgeworfen worden ist, und welchen Goebel damit auf eine realere Basis zu stellen gesucht hat, dass er die Metamorphose auf eine Umbildung oder verschiedenartige Ausbildung von Laubblattanlagen zurückführte. Aber die Staubblätter und Fruchtblätter sind phylogenetisch gewiss nicht aus Laubblattanlagen entstanden, sondern umgekehrt die Laubblätter aus Sporophyllen, und die Metamorphose bestand zunächst im verschiedengradigen Vegetativwerden der Sporophylle[1]). Wir waren bisher ge-

1) Wenn Goebel (Vergl. Entwickelungsgesch. S. 110) sagt: »die Sporophylle sind umgebildete Laubblätter, d. h. bestimmte Laubblattanlagen werden durch das Auftreten der Sporangien zu einer abweichenden Ausbildung veranlasst«, so ist dies eine bloß ontogenetische, nicht phylogenetische Erklärung; es wird damit durchaus nichts ausgesagt, weder woher die Laubblätter der zweiten Generation der Gefäßpflanzen gekommen, noch woher die Sporangien auf den Laubblattanlagen, wenn diese auch phylogenetisch früher gewesen wären, im gegebenen Falle herkommen können.

wohnt, die Lycopodiaceen und Equisetaceen durch ihre Blütenbildung, die mit vollständiger durchgeführter Metamorphose erklärt wurde, für vorgeschrittener zu halten als die Farne, und bei den Farnen wieder die Formen mit mehr differenzierten Laub- und Fruchtblättern (*Osmunda*, besonders *O. cinnamomea*, *Blechnum spicant*, *Struthiopteris*) für vorgeschrittener zu halten. Im Sinne der neuen Erkenntnis ändert sich das Alles gründlich; die Blüten der Equiseten und Lycopodiaceen haben sich bald nach dem Erscheinen der ersten Gefäßpflanzen gebildet, und deren gemeinsame Stammform hat sich, verschieden modificiert, auf die Phanerogamen weiter vererbt; *Lycopodium selago* und *Isoëtes* sind nicht älter als die übrigen Lycopodinen, sondern sind aus blütenbildenden Formen durch vollkommenes Vegetativwerden der Sporophylle hervorgegangen, wobei zugleich die Achse unbegrenzteres Wachstum erhielt, diaphytisch wurde; ebenso sind die Farnformen mit reiner reproductiven, nicht oder weniger verlaubten Fruchtblättern älter als jene mit vollkommen vegetativen und den früher entstandenen Laubblättern gleich gewordenen Sporophyllen. Bei den Farnen haben die Sporophylle dieselbe Umwandlung durch Vegetativwerden erfahren, welche heutzutage noch in vergrünenden Blüten die Staubblätter und die ohnehin schon mehr vegetativ gebildeten Carpelle ergreift. Es hat also eigentlich keinen rechten Sinn, wenn z. B. gesagt wird, »dass die Staubblätter aus der Metamorphose von Blattorganen phylogenetisch hervorgegangen sind«. Wenn Blätter im allgemeinen gemeint sind, so ist der Satz idealistisch, wenn vegetative Blattorgane, so ist er sogar unrichtig. Die Staubblätter sind vielmehr gar nicht oder nur wenig metamorphosierte Sporangiophoren (am meisten die von *Cycas*) und sind nur insofern Blätter, als sie direct aus der Achse entspringen und in Laubblätter sich »metamorphosieren« können.

Die neue Erkenntnis giebt auch einen Aufschluss über die Herkunft des ventralen Sporangiums und der ventralen Sporangiophoren (Lycopodinen, Ophioglosseen, Marsiliaceen). Von besonderer Wichtigkeit ist zu dem Zweck das Sporophyll von *Psilotum*. Dass der von zwei tieferen Blättchen begleitete Sporangienstand kein Spross ist, wie zuerst Juranyi nachgewiesen zu haben glaubte, sondern ein wirkliches Sporophyll, wie ich seit langem und wiederholt klarzulegen bestrebt war, hat neuerdings Graf Solms-Laubach [1]) und zuletzt auch Bower entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen. Al. Braun fand einmal die zwei Zipfel des Sporophylls durch zwei laterale Sporangien ersetzt [2]). Dies deutet darauf hin, dass die Zipfel vegetative Umbildungen früherer Sporangien sind. Setzen wir nun in einer älteren Form des Sporophylls statt des trisporangischen Sporangien-

1) Annales du jardin bot. de Buitenzorg. IV.

2) Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. z. Berlin 1875. S. 365.

trägers von *Psilotum* ein ventrales Sporangium, und statt der zwei Zipfel zwei seitlich-dorsale Sporangien, so erhalten wir als Stammform des Sporophylls von *Psilotum* ein einfaches, rein reproductives, trisporangisches Sporophyll, welches mit dem Staubblatt von *Welwitschia* vollkommen übereinstimmt. Damit erklärt es sich, dass der Sporangiophor von *Psilotum* hoch oben so nahe dem Gipfel des Sporophylls entspringt, dass er früher für terminal gehalten wurde, und dass die vegetative Spreite mit zwei anfangs fast ganz getrennten, nicht ganz dorsalen Läppchen in die Erscheinung tritt, welche erst später am Grunde deutlicher sich vereinigen. Das vegetative Blatt der Psiloteen ist aber ungeteilt, weil es direct durch Vegetativwerden des primären blattwertigen Sporangiums entstanden ist. Im Sporangiophor von *Psilotum* hat sich nun die Dreiteilung des primären Sporophylls wiederholt, in der von Bower festgestellten Weise, wiederum radiär, das Synangium ist aber umgekehrt wie das dreiteilige Sporophyll orientirt, nämlich mit einem Sporangium nach vorn, gegen die zwei Blattzipfel, mit zwei Sporangien nach hinten oder innen zu, weil eine Excrescenz, wie auch *Botrychium* zeigt, mit der gleichnamigen Seite, hier mit der Oberseite, gegen das Mutterblatt gewendet ist.

Bei *Lycopodium*, *Selaginella* und *Isoëtes* ist nun die ganze Dorsalseite des ursprünglichen Sporophylls, ohne die zwei dorsalen Sporangien zu bilden, in eine vegetative Blattspreite ausgewachsen, oder was dasselbe ist, die beiden vegetativ gewordenen dorsalen Sporangien oder Blättchen (von *Psilotum*) wachsen hier zu einer ungeteilten Spreite vereinigt empor, nur das ventrale Sporangium hat sich als generatives Organ erhalten. Hiermit ist zugleich der Übergang des Sporophylls aus der radiären in die bilaterale Form in anschaulichster Weise gegeben.

Wie aber aus dem radiären Typus ein bilaterales Sporophyll mit marginalen Sporangien entstehen konnte, das ersieht man sehr deutlich an dem Sporophyll von *Ophioglossum palmatum*, von welchem Bower (l. c. tab. VIII, IX) eine Series sehr instructiver Formen nach Herbarexemplaren von Kew und vom British Museum abgebildet hat. Das große, bis zur Hälfte und darüber dichotom geteilte Fruchtblatt trägt im einfachsten Falle wie andere *Ophioglossum*-Arten nur am Übergang der Spreite in den Blattstiel oder tiefer einen ventralen Sporangienträger. Wenn die Spreite kräftiger entwickelt ist, entspringen aus ihrer Oberseite zwei mehr seitliche, aber doch noch vom Rande entfernte Sporangienträger (wie bei *Aneimia phyllitidis*), weiterhin steigt deren Zahl bis auf zehn und darüber, alsdann stehen sie in zwei seitlichen Reihen, welche nach oben, wie das keilförmige Blatt sich verbreitert, immer mehr auseinanderweichen, den Rändern genähert, aber nicht direct inseriert, bisweilen jedoch ein oder der andere oberste Sporangiophor gerade aus dem Blattrande entspringend. Sowie nämlich die Laubspreite des Sporophylls, die analog der Spreite des Sporophylls von *Psilotum* zweiteilig ist, mächtiger auswächst, entsprossen ihr nach

aufwärts über dem untersten, oft noch ziemlich genau medianen Sporangiophor, offenbar neu hinzukommend (durch Ampliation) weitere, den Blatträndern genäherte Sporangienträger. Setzen wir statt der Sporangienträger einzelne Sporangien oder nehmen wir an, dass das Fruchtblatt einer Lycopodinee in gleicher Weise vergrößert würde und auch in derselben Weise die Zahl seiner Sporangien vermehren würde, so hätten wir den Prototyp eines angiospermen Carpells mit zwei Reihen Samenanlagen oder eines Fruchtblattes von *Cycas* vor uns. Die Sporangien würden zwar nicht genau auf den Blatträndern, sondern neben denselben auf der Blattoberseite stehen, aber dasselbe ist auch mit den Ovulis der angiospermen Carpiden der Fall. Man braucht nur die Bildung der Eichen auf den Parietalplacenten (z. B. in Payer's Organogénie) anzusehen, um zu erkennen, dass dieselben etwas entfernt von dem in der Mittellinie der Placenta gelegenen Blattrande entspringen, und aufgelöste offene Carpelle in vergrünten Blüten lassen die noch minder verlaubten Ovula ebenfalls auf der Oberseite neben dem Blattrande erkennen, wie das schon Caspary bei *Trifolium repens* fand und ich es wiederholt beobachtet habe. Sobald aber die Ovula vollkommen in vegetative Blättchen umgewandelt erscheinen, sitzen sie wieder an den Blatträndern. Die Sporangien von *Botrychium* entspringen aber an den schmalen, nicht verbreiterten Sporangiophoren genau randständig wie Blattfiedern, wenn sie auch schon mehr nach der Oberseite ihres Trägers, die gegen die Laubspreite sieht, sich hinwenden. Ebenso sitzen auch die Ovula von *Cycas* auf den Rändern des schmalen Basalteiles des erst oberwärts sich verbreiternden Fruchtblattes. Das hier waltende Gesetz lässt sich so aussprechen: die Sporangien (resp. Ovula) entspringen genau an den Rändern eines schmalen, nicht laubig verbreiterten Trägers (Carpells oder Sporangiophors), sie rücken ebenso wie die Sporangiophoren von den Rändern der sich vegetativ laubig verbreiternden Spreite ab (nach ihrer Oberseite, hingegen bei den Schizaeaceen, wo Ähnliches stattfindet, nach der Blattunterseite), erscheinen aber wieder als Randzipfel der Laubspreite des Carpells, wenn sie vollkommen vegetativ umgebildet werden.

Ich wende nun die so gewonnene Auffassung des Näheren auf die Gymnospermen an, deren phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse sowohl unter sich, als den Gefäßkryptogamen gegenüber mittelst derselben weit klarer und auch richtiger hervortreten werden, als früher in meiner Studie über die Gymnospermen. Als Übergangsstufe zwischen den Pteridophyten und den Angiospermen und wegen der mannigfachen, auf dem Schauplatz ihrer phylogenetischen Entwickelung vor sich gegangenen Wandlungen sind die Gymnospermen ausnehmend interessant und sind es wert, dass über ihre allseitigen Beziehungen volle Klarheit herrsche.

Ich habe in meinen »Gymnospermen«, wie schon bemerkt, irrtümlich geglaubt, den Typus des bilateralen Carpells von *Cycas* als älteste Form des Sporophylls bei den Gymnospermen ansehen zu müssen, und da männliche

und weibliche Sporophylle ursprünglich (wie bei *Selaginella* und *Isoëtes*) gleich gebaut sein mussten, für die Vorfahren der Cycadeen hypothetische Staubblätter mit einzelnen Pollensäcken oder mit 3—5-zähligen Sori derselben (die bei *Cycas* auf der Unterseite des Staubblattes stehen) an den Blatträndern angenommen[1]). Von diesem hypothetischen Staubblatt leitete ich durch dieselbe Reduction das Staubblatt von *Welwitschia* ab, wie von dem factischen Carpell von *Cycas* das monomere Ovularcarpid der Gnetaceen und Taxaceen. Diese hypothetische, sonst nirgends verwirklichte Staubblattform der Cycadeenahnen wird nun völlig überflüssig und zerrinnt als wesenloser Schemen. Es bedarf keiner weiteren Annahme einer Urform, als des wohlbekannten Stamen von *Welwitschia*, welche auch dem Sporophyll von *Psilotum* ursprünglich zu Grunde lag. Von dieser einfachen radiären Form des Sporophylls sind alle Staubblätter und Carpelle der Gymnospermen leicht und in überzeugendster Weise abzuleiten. Bei *Welwitschia* hat sich dieses Sporophyll als Staubblatt äußerlich unverändert, nur mit der den Phanerogamen entsprechenden inneren Fortbildung, vererbt. Bei *Ephedra* ist das innere Pollenfach geschwunden, es blieben nur die zwei äußeren übrig, bei *Gnetum* endlich ist die ganze Anthere auf ein einziges terminales Pollenfach reduciert. Das weibliche Sporophyll oder Carpell musste ursprünglich gleichgebaut sein, also drei Macrosporangien von derselben Anordnung an der Spitze eines ebenfalls (gleich dem Staubfaden) stielartigen Trägers tragen. Da sich bei solcher Einfachheit und Schwächlichkeit des Carpells drei weibliche, embryonenbildende, behüllte Sporangien nicht erhalten konnten, so hat sich wahrscheinlich nur eines davon befruchtet weiter entwickelt und schließlich schwanden wie am Staubblatt von *Gnetum* zwei Sporangien völlig und wurde das Carpell auf ein monomeres Ovularcarpell, welches ich zuvor nachgewiesen habe, reduciert[2]). So bei den Gnetaceen und desgleichen bei den ersten Coni-

---

1) SADEBECK schreibt in SCHENK's Handbuch I. 1881 (Die Gefäßkryptogamen S. 326 *k*), wie ich nachträglich ersehe, sogar der Gattung *Cycas* selbst polyangische Sori von Sporangien zu, »welche ebenfalls (wie die Macrosporangien) das Ende der Fiedern abschließen«. Für *Cycas* trifft aber dieses, von mir den hypothetischen Archigymnospermen zugeschriebene Verhalten des Staubblattes doch nicht zu.

2) Dass das monosporangische Stamen von *Gnetum*, sowie das Ovularblatt, nicht etwa aus einem primären blattwertigen Sporangium, welches sich bis zu den Gymnospermen erhalten hätte, direct entstanden sein kann, ist aus folgenden Gründen klar einzusehen: 1) Die älteste Gnetaceenblüte ist die Zwitterblüte von *Welwitschia*, deren Staubblätter trisporangisch sind; 2) das Staubblatt von *Ephedra* mit zwei rückseitigen Pollenfächern weist auf Reduction durch Schwinden des ventralen Pollensackes von *Welwitschia*, nicht auf Verzweigung eines primären terminalen Sporangiums hin; 3) aus dem Ovularblatt der Coniferen und Gnetaceen lässt sich kein mehreiiges Carpell, wie es die Cycadeen (dann auch die meisten Angiospermen) besitzen, ableiten, sondern höchstens ein verzweigter Nucellus in einem gemeinsamen Integument, der aber nirgends existiert.

feren, den Taxaceen. Es ergiebt sich somit ganz klar, dass die Ovularcarpelle von *Ginkgo* nicht aus ovulatragenden Laubblättern reduciert sein können, wie Fujii, auf seine Beobachtung der Abnormitäten dieser Pflanze gestützt, annehmen zu dürfen glaubte. Es erklärt sich damit zugleich, warum in jenen Abnormitäten die Ovularcarpelle des Blütensprosses niemals laubig entwickelt, höchstens nur vermehrt, und die stielförmigen Träger der Ovula verlängert waren. Da aber die Laubblätter aus den Sporophyllen sich entwickelt haben, durch vegetative Umbildung, Ampliation und Verzweigung (Teilung), so ist es auch wieder erklärlich, dass sie, weil ursprünglich der Brachyblast selbst mit Fruchtblättern einer Terminalblüte besetzt war, atavistisch wieder als Fruchtblätter sich entwickeln können, indem die im Laubblatt unterdrückte (latente) Fähigkeit, Sporangien und Archespore zu bilden, abnormer Weise, wenn die physiologischen Bedingungen dazu erfüllt sind, wieder in Activität treten kann. Ein solches Fruchtblatt muss aber dann, einem vegetativ gewordenen polymeren Carpell entsprechend, die Ovula (meist mehrere) an seinen Rändern entwickeln. Ein derartiges Fruchtblatt wirft aber immerhin, trotzdem das normale Ovularblatt nicht aus einem solchen reduciert ist, ein willkommenes Licht auf die morphologische Bedeutung des Ovularblatts, indem es eine belehrende Vergleichung ermöglicht.

Die Reduction des Ovularcarpids von *Ginkgo* aus einem triovulaten stielförmigen Träger als Carpell, welche der Reduction des Stamen von *Gnetum* aus jenem von *Welwitschia* völlig analog ist, kann mehr Wahrscheinlichkeit bieten und eher auf Zustimmung rechnen, als die Reduction aus einem so mächtig und stark vegetativ entwickelten Carpell, wie es *Cycas* besitzt, für welche ich in den »Gymnospermen« plaidiert habe.

Ein radiäres Staubblatt von der Gestalt des Stamen von *Welwitschia* muss auch für die Coniferen als Urtypus angenommen werden. Ein Staubfaden mit zwei nach der Unterseite gerichteten Pollensäcken, der uns gleich bei *Ginkgo*, dann bei den Abietineen u. a. begegnet, lässt sich von einem solchen am besten ableiten, ganz ebenso wie das Staubblatt von *Ephedra* aus dem Urtypus bei *Welwitschia*. Ein Unterschied, den ich schon in den »Gymnospermen« stark betont habe, besteht jedoch darin, dass alle Staubblätter der Coniferen über den Pollenfächern noch einen vegetativen Endteil, sei es in der Form eines Zäpfchens (*Ginkgo*), eines centrischen Schildes (*Taxus*), eines Halbschildes (Cupressineen) oder einer connectivanhangartigen Crista (Abietineen) entwickelt, besitzen, der den Staubblättern der Gnetaceen abgeht. Ich habe in den »Gymnospermen« auf diesen Unterschied zu viel Gewicht gelegt und den zwei Formen des Staubblatts in beiden Klassen einen verschiedenen Ursprung zugeschrieben. Der Unterschied beruht aber nur darauf, dass der Oberteil des Sporangiophors bei den Coniferen vegetativ entwickelt und ausgewachsen ist (was ja auch auf der Anthere der Angiospermen öfter stattfindet), infolge dessen

die Sporangien sich tiefer inserieren, während diese beim Staubblatt der Gnetaceen an der nicht weiter entwickelten Spitze inseriert sind. Jedenfalls ist das Coniferenstaubblatt, da es mehr vegetativ geworden ist, auch mehr fortgeschritten als das der Gnetaceen. Das Staubblatt von *Taxus* ist noch vollkommen radiär geblieben, aber die Zahl der Pollensäcke hat sich etwas vermehrt. Sein Verhältnis zum Staubblatt von *Welwitschia* ist ganz dasselbe, wie das des Sporophylls von *Equisetum* zu dem trisporangischen, nicht schildförmigen Sporophyll, aus welchem nach dem Früheren das Fruchtblatt von *Psilotum* und dann das der übrigen Lycopodinen sich entwickelt hat. Die Zahl der Sporangien ist bei *Equisetum* auch vermehrt und steigert sich manchmal (*E. maximum*) noch mehr als bei *Taxus*. Bei den Cupressineen und Taxodieen ist vom fertilen Antherenschilde nur die untere Hälfte entwickelt, die obere Seite ist wie sonst bei den Coniferen steril geworden, d. h. die Sporangien sind dort geschwunden, weil die obere Schildhälfte sich mächtiger vegetativ entwickelt hat. Bei *Araucaria* mit zwei parallelen Sporangienreihen am unteren Rande des Antherenschildes ist offenbar eine zweite Reihe hinzugekommen; es ist das eine Ampliation, vergleichbar jener, wenn bei *Cupressus* zu der ursprünglichen Reihe von 3 (hemichlamyden) Ovulis noch weitere Querreihen hinzugebildet werden. Analog ist auch die bereits besprochene Ampliation des Fruchtblattes von *Ophioglossum palmatum*, wo außer dem ursprünglichen ventralen Sporangienträger meist noch zwei Reihen solcher Träger zuwachsen.

Die schildförmige Gestalt des Sporophylls, verbunden mit massiger Bildung vegetativen Gewebes hat sich auch bei den Cycadeen und zwar nicht bloß im männlichen, sondern auch im weiblichen Geschlechte (*Cycas* ausgenommen) eingestellt. Es ist aber auch für diese Gruppe die trisporangische Urform der beiden Sporophylle als ursprünglich anzunehmen. Nachdem der Endteil des Sporophylls schildförmig sich verbreitert hatte, ist wieder das obere Sporangium wie bei den Coniferen (außer *Taxus*) geschwunden. Es blieben am weiblichen Fruchtblatt nur die zwei seitlich unteren Sporangien, welche als Ovula vollkommen laterale Stellung dicht unter dem Schildchen am verschmälerten Carpellarteile erhielten.

Auf dem männlichen Sporophyll hat aber eine Verzweigung der ursprünglichen Einzelsporangien und somit Bildung von Soris stattgefunden[1]). Dass auch das männliche Sporophyll (nach Verlust des oberen Sporangiums) ursprünglich nur die zwei lateral rückseitigen Sporangien besaß, die auch bei den Coniferen (*Ginkgo*, Abietineen etc.) vorhanden sind, darauf weist der Umstand hin, dass bei *Zamia Skinneri* nach Al. Braun auf dem Staub-

1) Prantl hielt bei den Farnen den Sorus für ursprünglicher und die Einzelsporangien, z. B. bei den Schizaeaceen, für reducierte monangische Sori. Es sind aber auch bei den Farnen die Einzelsporangien das Frühere.

blatt jederseits nur 2—3 ganz nahe an den Rändern befindliche Pollensäcke, also wohl nur zwei sublaterale Sori vorkommen. Aber die Zahl der Sori hat sich mit der Streckung und Verbreiterung des unter dem Schildchen befindlichen Teiles vermehrt, bei den Zamien, wo dieser Teil noch weniger entwickelt ist, noch mäßig und deutlich zu beiden Seiten des Staubblattes, bei *Cycas* aber, wo das Staubblatt als eine größere Schuppe massiger entwickelt ist, in sehr vielen Querreihen, ähnlich wie die Zahl der Ovula bei *Cupressus* sich vermehrt hat.

Es sind also bei den Cycadeen die männlichen und weiblichen Sporophylle, die sich aus der trisporangischen Urform in congruenter Weise entwickelt haben, anfangs ganz gleich gebaut gewesen, die Differenzierung ist erst später eingetreten. Am weitesten ist die Differenzierung gediehen in der Gattung *Cycas*, in Folge eines entschiedeneren Vegetativwerdens der Carpelle und des ganzen Blütensprosses. Das Carpell ist nämlich aus der radiären Form in die bilaterale des Laubblattes übergegangen. Die zwei lateralen Ovula der Zamieen haben sich bei *Cycas Normanbyana* noch unvermehrt erhalten, bei anderen Arten sind weitere randständige Samenanlagen, durch den nämlichen Process der Ampliation wie bei *Ophioglossum palmatum*, hinzugekommen, während an dem völlig verlaubten oberen Teile des Carpells statt weiterer Ovula deren vegetative Äquivalente, Blattzipfel oder Zähne noch gebildet werden. Bei *Cycas revoluta* besonders ist somit das Carpell den bereits lange zuvor entstandenen bilateralen Laubblättern sehr ähnlich geworden, weil es eben den gleichen Entwickelungsgang des Vegetativwerdens durchgemacht hat. Die hochgradige vegetative Ausbildung der Carpelle von *Cycas* hängt zusammen mit der Durchwachsung der weiblichen Blüte, welche auch eine Folge der mehr vegetativ gewordenen Natur des Blütensprosses ist. Meine frühere Ansicht, dass das bilaterale Carpell von *Cycas* die älteste Bildung besitze, von der erst die Schildform abgeleitet wäre, und dass im Entwickelungsgange der Carpelle der Cycadeen eine Reduction der Ovula stattgefunden hätte, hat sich als unhaltbar erwiesen. Es sind vielmehr sowohl die Carpelle als auch die Staubblätter durch Ampliation aus der einfachen Urform hervorgegangen, jedoch beide in anderer Weise, wodurch eben die große Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Sporophylle von *Cycas* hervorgebracht worden ist.

Das phylogenetische Verhältnis aller drei Klassen zu einander gestaltet sich also folgendermaßen. Erstlich ist es klar, dass keine derselben aus einer anderen abgeleitet worden, also keine aus einer der beiden anderen entstanden sein kann, obwohl die Coniferen und die Gnetaceen, schon der gleichen monomeren Reduction des Carpells wegen, einander näher stehen. Alle drei haben einen gesonderten Ursprung, jedoch aus ein und derselben Urform, die schon auf der Stufe der isosporen Pteridophyten bestand. In dieser Urform waren die Sporophylle radiär, nicht weiter vegetativ ge-

worden, und sehr einfach, nur aus drei Sporangien an der Spitze eines schlanken Trägers und in der Lage der Pollenfächer von *Welwitschia* bestehend. Sie waren in größerer Zahl an einem sich begrenzenden Achsenende in eine Blüte zusammengestellt, welche den Blüten der Equiseten ähnlich war, aber jedenfalls keine quirlige Anordnung wie diese, sondern eine spiralige Phyllotaxie wie die Lycopodiaceen besaß. Die vegetativen Blätter dieser Urform waren jedenfalls ganz einfach und klein wie bei den Lycopodiaceen und Equiseten, spiralig wie bei den ersteren. Die geschlechtliche Differenzierung der Sporophylle, Sporangien und Sporen (die Heterosporie) fand sicherlich zunächst in derselben Blüte, sowie bei *Selaginella* und *Isoëtes*, aber in umgekehrter Reihenfolge der beiderlei Geschlechtsblätter als wie bei den letzteren statt, nämlich die männlichen Sporophylle entstanden, wahrscheinlich auch gleich in größerer Zahl, im unteren, die weiblichen in geringerer Zahl im oberen Teile der Blüte aus den ungeschlechtlichen, gleichartigen Fruchtblättern. Die Blüte der heterosporen Vorläufer der Gymnospermen muss eine Zwitterblüte gewesen sein und diese muss auch noch auf der Gymnospermenstufe zunächst erhalten gewesen sein, weil *Welwitschia* noch einen Überrest der Zwitterblüte, mit nicht mehr fungierendem einzigen weiblichen Sporophyll (Ovularblatt), als functionell männliche Blüte sich bewahrt hat. Sehr frühzeitig muss aber auf der Gymnospermenstufe die Trennung der Geschlechter in den Blüten vor sich gegangen sein, da wenigstens alle noch erhaltenen Gymnospermen nur eingeschlechtige Blüten besitzen.

In der uralten Gattung *Welwitschia* hat sich der radiäre Urtypus der Gymnospermen im Staubblatt noch am reinsten erhalten, bei *Ephedra*, *Ginkgo* und anderen Coniferen ist auf dem Staubblatt, bei den Cycadeen auf beiderlei Sexualblättern das obere, ventrale Sporangium geschwunden, bei *Gnetum* ist das Staubblatt, bei allen Gnetaceen und Coniferen das Carpell auf ein terminales Sporangium (resp. Ovulum) reduciert worden, dagegen fand auch Vermehrung der Sporangien (Ovula und Pollensäcke) hier und da bei Coniferen und besonders bei den Cycadeen statt.

Es ist schwer zu sagen, welche der drei Klassen höher steht, da sie alle von Anfang gesondert von einem Urtypus ausstrahlen und eine jede teils gewisse alte, teils eigene neu erworbene Charaktere zeigt. Die Gnetaceen werden meist für die höchst entwickelte Gruppe der Gymnospermen angesehen, hauptsächlich weil sie bereits ein Perigon besitzen und weil bei *Welwitschia* bereits »eine Andeutung einer Vereinigung von beiden Sexualblättern in einer Zwitterblüte« vorkommt; sowie weil das secundäre Holz echte Gefäße hat. Das Perigon und die Gefäße sind allerdings fortschrittliche Charaktere der Gnetaceen, aber im übrigen sind fast alle ihre Besonderheiten altertümlich; die Zwitterblüte von *Welwitschia* wird mit Unrecht als Höherbildung angesehen, da sie doch vielmehr ein Überrest der ursprünglichen Zwitterblüte ist, der Bau der Anthere derselben Gattung

ist der allerälteste. Ein Fortschritt der Gnetaceen besteht aber noch in der Reduction der Carpelle auf eines in jeder Blüte und des Carpells selbst auf ein Ovularcarpell, welchen letzteren Fortschritt sie mit den Coniferen teilen. Wenn aber *Stephanospermum* aus der Kohlenperiode nach Renault eine Gnetacee war, welche statt eines Ovulum deren vier in einer Hülle besaß, so würde dies sowohl palaeontologisch als morphologisch wieder für ein höheres Alter sprechen. Die Cycadeen gelten für die niedrigst stehenden Gymnospermen und in diesem Sinne habe auch ich in meinen »Gymnospermen« von ihren Sporophyllen die der Coniferen und Gnetaceen ableiten wollen. Die Carpelle der Zamieen sind durch ihren mit den Staubblättern gleichen Bau allerdings altertümlicher als die monomeren Carpelle in den zwei anderen Klassen, aber die von *Cycas* haben durch bilateralen Bau, öftere Vermehrung der Ovula, bedeutende Ampliation und vegetative Ausbildung einen hohen Entwickelungsgrad erreicht; ebenso sind die Staubblätter der Cycadeen durch Bildung von polyangischen Sori und durch Vermehrung derselben am weitesten fortgeschritten. Auch die zusammengesetzten Laubblätter bedeuten eine Fortbildung gegenüber den Gnetaceen und Coniferen.

Die Gattung *Ginkgo* hat bekanntlich unter allen Coniferen zu den Cycadeen die meisten Beziehungen (neuestens haben bekanntlich die Japaner Ikeno und Hirase sogar Spermatozoiden im Pollenschlauche von *Ginkgo* und von *Cycas revoluta* gefunden), doch nicht darum, weil sie von Cycadeen selbst abstammen würde, sondern weil sie als ältester Coniferentypus dem gemeinsamen Ursprung zunächst steht.

Die phylogenetischen Beziehungen der Gymnospermen zu den Gefäßkryptogamen stellen sich nunmehr auch sehr deutlich heraus. Bekanntlich hat man meistens die Coniferen als nächste Verwandte der Lycopodiaceen aufgefasst und die Cycadeen wegen der gefiederten Blätter, der Sori der Pollensäcke nach Art der Marattiaceensporangien, wegen der vermeintlich noch nicht vollkommen metamorphosirten weiblichen Blüte von *Cycas* zu den Farnen in genetische Beziehung bringen wollen. Aber die Gymnospermen hatten, wie gezeigt worden, einen monophyletischen Ursprung, können nicht auf zwei so weit von einander entfernten Punkten im Bereiche der Gefäßkryptogamen entstanden sein. Überhaupt stehen sie mit keiner der gegenwärtigen drei Klassen der letzteren in directem Zusammenhang; sie verhalten sich zu diesen so, wie die drei Klassen der Gymnospermen sich zu einander verhalten. Die Linie, die zu den Gymnospermen führte, und die Linien der Pteridophyten strahlen wiederum getrennt von einem gemeinsamen Punkte zunächst der Grenze zwischen den Pteridophyten und den Bryophyten dort aus, wo sich der rein reproductive, durch einfache Verzweigung eines blattwertigen Sporangiums entstandene trisporangische Urtypus des Sporophylls gebildet hat.

Die jetzigen isosporen Equiseten eignen sich nicht zu Vorfahren der

Gymnospermen, weil sie erstens schon zur Quirlstellung der Blätter und sogar zur Vereinigung derselben zu geschlossenen Scheiden übergegangen sind, und weil sie zweitens schildförmige Fruchtblätter, also mit Ampliation des vegetativen Gewebes besitzen, von denen sich zwar zur Not die Staubblätter der Coniferen und die beiderlei Sexualblätter der Cycadeen, aber nicht die der Gnetaceen und schwer die monomeren Carpelle der Coniferen und der Gnetaceen herleiten könnten. Die heterosporen Equisetinen hatten wohl etwa wie die ventralen Sporangienträger der Psiloteen gebaute, nicht schildförmige Sporangiophoren, aber keine terminalen Blüten mehr, sondern abwechselnde Zonen von vegetativen Blättern und von Sporangiophoren, was an *Lycopodium selago* erinnert, und die unteren Sporangiophoren weiblich, die oberen männlich, wie die heterosporen Lycopodinen, überdies auch quirlige Stellung der Blätter.

Von den Lycopodinen können die Gymnospermen ebenfalls nicht abstammen, weil jene bereits vegetativ gewordene Sporophylle mit nur einem ventralen Sporangium oder aus diesem entstandenen Sporangiophor besitzen. Aus solchen Sporophyllen konnten keine Staubblätter der Cycadeen und Coniferen (zumal von *Taxus*), noch weniger die rein reproductiven männlichen Sporangiophoren der Gnetaceen entstehen. Aber ich muss nun zugeben, dass sich die Lycopodinen in den Sporophyllen am wenigsten von dem Urtypus der Gymnospermen entfernt haben, so dass gewisse nähere Beziehungen zwischen ihnen immerhin bestehen. Dahin wäre z. B. auch die Bildung eines Suspensors des Embryo aus der befruchteten Eizelle bei *Selaginella*, nach Treub auch bei *Lycopodium cernuum* und *phlegmaria* und andererseits bei den Gymnospermen (und den Phanerogamen) zu rechnen. Insoweit behalten, was die Coniferen betrifft, Strasburger und Eichler Recht, letzterer jedoch mit Ausschluss seines Hauptarguments, dass die Coniferen gleich den Lycopodinen zum Carpell ventrale oder axilläre Sporangien (Ovula) besitzen, was ganz sicher unrichtig ist.

Am weitesten vom Urtypus der Gymnospermen haben sich die Farne (mit den Hydropterides) entfernt durch allermeist gewaltige Verlaubung und Ampliation, daher auch bilaterale Ausbildung und Verzweigung der Sporophylle. Nur die Ophioglosseen haben noch einen Rest von der ursprünglichen Radialität in ihrem ventralen Sporangiophor sich bewahrt, dann auch die Marsiliaceen, bei denen aber die vegetative Ausbildung des ventralen Abschnittes noch viel weiter gediehen ist. Nur das Vorurteil, dass die ursprüngliche Form des Sporophylls bilateral war, und die irrige Vorstellung, dass der fertile Abschnitt erst nachträglich aus der lateralen Stellung in die ventrale gebracht worden sei, haben mich in den »Gymnospermen« bestimmt, die Gymnospermen in nähere genetische Beziehung zu den Ophioglosseen (eigentlich zu hypothetischen Archiophioglosseen) zu setzen. Ebenso unrichtig war die von Manchen beliebte Anknüpfung der Cycadeen an die Marattiaceen (die mit den Ophioglosseen zusammen in die Gruppe

Eusporangiaten oder Stipulaten gestellt werden), mit deren Sporophyllen wohl die Staubblätter der Cycadeen manche Analogien zeigen, von denen aber die Carpelle der letzteren weit verschieden sind.

Es ist überhaupt eine bemerkenswerte Erscheinung, dass sich analoge Vorgänge und Bildungen in den vier Hauptreihen von einander unabhängig und in weiter Entfernung von einander wiederholen, was häufig dazu verleitet hat, in solchen Analogien verwandtschaftliche Beziehungen zu erblicken. Vor allem gilt dies von der Heterosporie, welche sich viermal in allen Entwickelungsreihen wiederholt hat, in der Classe der Equiseten (deren heterospore Gattungen aber bekanntlich ausgestorben sind), in den Classen der Lycopodinen und der Filicinen, schließlich in der zu den Gymnospermen aufsteigenden Entwickelungsreihe. Früher hat man die Lycopodinen (deren Generation nur in den heterosporen Gattungen bekannt war) und Hydropterides in eine Gruppe der Heterosporeen zusammengebracht (so z. B. Sachs noch in der dritten Auflage seines Lehrbuches 1873), was allerdings jetzt anders geworden ist. Als andere solche analoge Vorgänge sind folgende zu nennen. Die Entstehung bilateraler Carpelle aus radiären bei Lycopodinen, Filicinen und unter den Gymnospermen bei *Cycas*; die Verzweigung primärer Sporangien und Bildung der Sori, so bei Filicinen, bei den Psilotaceen, bei den Cycadeen auf dem Staubblatt; die Bildung von Indusien bei den Farnen (nebst Hydropterideen), bei *Isoëtes*, bei den Gymnospermen (Integumente der Ovula); die Bildung eines Endosperms in der Macrospore und die Einführung des vom Suspensor getragenen Embryos in dasselbe bei *Selaginella* und bei den Gymnospermen und Angiospermen; die schildförmige Ausbildung der rein fructificativen Sporophylle bei den Equiseten, bei *Taxus* und modificiert bei anderen Coniferen, sowie bei den Cycadeen; die gefiederte Verzweigung der Laubblätter und laubigen Fruchtblätter bei Farnen und Cycadeen, deren dichotome Teilung in zwei selbst wieder eingeschnittene Lappen (*Ophioglossum palmatum* und *Ginkgo biloba*); Bildung einfacher, kurzgliedriger Stämme bei Baumfarnen und Cycadeen u. dgl.

Noch möge im Anschluss an die Gymnospermen von den Angiospermen bemerkt sein, dass auch deren Staubblätter mit den typischen vierfächerigen Antheren ein radiäres Sporophyll bei den Vorfahren voraussetzen. Wegen der in beiden Pflanzenabteilungen wesentlich gleichen Bildung der Ovula und der gleichen Art der Befruchtung lässt sich annehmen, dass dieselben einen gemeinsamen Ursprung gehabt haben, d. h. dass sich die Angiospermen aus unbekannten ausgestorbenen Gymnospermen entwickelt haben, wofür auch die Ähnlichkeit gewisser bekannter Vorgänge im befruchteten Ovulum von *Casuarina* (nach Treub) und von *Welwitschia* sprechen würde. Das Staubblatt der Angiospermen zeigt ebenfalls den Charakter eines rein reproductiven Sporangiophors, welcher jedoch nicht drei, sondern vier Sporangien trägt, zwei lateral vorn oder außen, zwei statt des einen ven-

tralen von *Welwitschia* innen. Eine Vermehrung der wohl ursprünglichen drei Sporangien der Gymnospermen war möglich, da auch bei *Psilotum* der ventrale Sporangienträger seltener mit vier, selbst fünf Sporangien statt den drei gewöhnlichen variirt. Die vier Sporangien der Pollenfächer sind wie die von *Welwitschia* und *Psilotum* äußerlich nicht vollkommen getrennt, sondern innen durch Scheidewände sterilen Gewebes geschieden, was im Sinne der Bower'schen Ansicht für ihren Ursprung aus einem primären, blattwertigen Sporangium spricht. Die Partie des Trägers zwischen den Sporangien (Connectiv) hat sich im Verein mit den Sporangien mehr oder weniger gestreckt, was an die Anthere der Abietineen erinnert.

Wie ist aber das typische Carpell der Angiospermen mit zwei randständigen Reihen von Macrosporangien aus dem tetrasporangischen, in der Anthere noch erhaltenen Urtypus entstanden? Das Carpell ist gegenüber dem Staubblatt stark vegetativ geworden, in die Fläche ausgebreitet, auch die Macrosporangien sind im unteren, die Hüllen erzeugenden Teile bereits vegetativ ausgebildet[1]). Es lässt sich erwarten, dass mit der Verlaubung des Carpells die inneren zwei Sporangien des rein reproductiven Urtypus geschwunden sind, so wie bei den Coniferen zumeist am Staubblatt, und bei den Cycadeen auch am Carpell, das eine ventrale Sporangium des Urtypus entfiel. Die beiden äußeren Sporangien, in den Rändern des vegetativ gewordenen Carpellarblattes gelegen, wurden durch die Vergrößerung desselben noch mehr gestreckt und zerfielen, gerade so wie die beiden Hälften des zum ventralen Sporangiophor durch Ampliation und weitergehende vegetative Ausbildung entwickelten Sporangiums von *Ophioglossum* und so wie die Pollenfächer einiger Mimoseen etc. in eine Reihe von Teilsporangien, welche ebenso wie die Teilsporangien von *Botrychium* selbständig sich ausgliederten und aus ihrer Basis vegetative Integumente erzeugend zu Samenanlagen sich gestalteten. Ich habe dasselbe im Wesentlichen schon vor 20 Jahren[2]), freilich minder scharf, so ausgedrückt, dass das angiosperme Carpell aus einem ophioglossumartigen, aber einspreitigen Sporophyll »durch Zerteilung des Randes zwischen den einzelnen Sporenfächer (wie bei *Botrychium*) und durch die Umbildung der so gebildeten Fiederblättchen in Ovula« entstanden sei. Welchen Beweis haben wir aber dafür, dass wirklich, wie angenommen, die ventralen Sporangien geschwunden und dass die äusseren in den Rändern des vegetativ gewordenen Carpells gelegen sind? Den Beweis liefern die von so vielen Botanikern missachteten, aber auch unverstandenen Abnormitäten. Zunächst die vollkommene Vegetativwerdung oder Verlaubung des Staubblatts, z. B. sehr schön die von *Dic-*

1) Damit erklärt sich die in vergrünten Blüten häufig zu beobachtende Erscheinung, dass die Carpelle leicht und zeitig, wie das Perianth, verlauben, die Staubgefäße aber der Umwandlung lange widerstehen und oft noch kaum verändert angetroffen werden.

2) Pringsheim's Jahrbücher Bd. XI. 1877: Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefäßes. S. 156.

*tamnus albus*[1]), welche in einer fortschreitenden Series von Stadien zeigt, wie die äußeren Pollenfächer allmählich in die fein gesägten Blattränder übergehen, und wie die inneren Fächer anfangs, im geringeren Verlaubungsgrade (d. h. wenn die Verlaubung erst in einem späteren Entwickelungsstadium stattfindet), zu zwei vegetativen Excrescenzflügeln sich umbilden, wie dieselben sodann immer kleiner werden, bis sie im letzten Verlaubungsgrade (d. h. wenn die Staubblattanlage vor der Bildung der vier Kanten von der Verlaubung ergriffen wird) völlig schwinden.

Es sind also in der That die inneren Fächer, welche mit dem Vegetativwerden des rein fructificativen Sporophors — und das Carpell ist eine stark vegetativ gewordene Form desselben — schwinden, und die äußeren Pollenfächer sind es, welche vegetativ werdend zu den Randteilen der einfachen Carpellarspreite sich umbilden. Dagegen könnte aber ein Einwand daraus erwachsen, dass bisweilen, wie auf den mehr petaloiden Staubblättern von *Nymphaea*, beide Fächer jeder Theca auf der Oberseite des Staubblatts und von dessen Rändern entfernt erscheinen. Es ist das aber dieselbe Erscheinung, der wir bei *Ophioglossum palmatum* und auf den ovulatragenden, sonst aber vegetativ entwickelten Carpellen der Angiospermen begegneten. Reproductive Organe, wie Ovula, Pollenfächer, Sporangien entspringen den Rändern ihrer noch wenig vegetativ verbreiterten Träger, und deren vegetative Umbildungen, wie Fiederblättchen oder ungeteilte Randpartien, verbleiben auch auf dem Rande stark vegetativ gewordener Fruchtblätter, aber reproductive Organe erscheinen vom Rande vegetativ gewordener Fruchtblätter (Antheren, Carpelle) stets entweder nach der Oberseite oder nach der Unterseite der Blätter abgerückt. Wenn also die reproductiven Organe, die Sporangien, zeitlich, noch bevor ihr Träger sich vegetativ verbreitert hat, daher an dessen Rändern angelegt werden, der Träger aber nachher noch blattartig sich verbreitert, so rücken die Sporangien nach der Blattfläche ab, indem unter oder (bei Schizaeaceen z. B.) über ihnen ein randbildender Zuwachs erfolgt. Wenn also ein Sporangium vegetativ wird, so bleibt es im Rande des ebenfalls vegetativ verbreiterten Sporophylls, wenn es aber reproductiv bleibt, so muss es vom Rande des laubartig verbreiterten Sporophylls abgerückt erscheinen. An der schmalen Spitze einer sonst verlaubten vierflügeligen Anthere findet man öfter noch die Pollenfächer erhalten und sieht dann, wie die äußeren Fächer genau in die Ränder des Hauptblattes, die inneren in die Ränder der Excrescenzen übergehen. Die Vergrünungen der Anthere ermöglichen auf sicherster Basis die Homologisierung des Staubblatts mit dem Carpelle und eine Vorstellung, wie sich beide aus gemeinsamer Urform differenziert haben, und sind auch noch dadurch von phylogenetischer Bedeutung, als sie zeigen, wie durch das Vegetativwerden der zwei äußeren vereinigten Sporangien

1) Ebendaselbst Taf. VII. Fig. 36—44.

das rein reproductive Sporophyll in das vegetative Laubblatt oder in den laubigen dorsalen Hauptteil des Blattes von *Psilotum* und *Lycopodium* übergeht.

Der Vergleich, den ich vordem zwischen dem Fruchtblatt von *Ophioglossum* und der angiospermen Anthere angestellt habe, wird damit nicht umgestürzt, aber besser aufgeklärt. Der rein reproductive Sporangiophor als Urtypus von *Ophioglossum* ist zwar trisporangisch, jener der Anthere tetrasporangisch; aber die äußeren Sporangien werden vereinigt vegetativ werdend zum Hauptblatt von *Ophioglossum* und der verlaubten Anthere, das ventrale Sporangium wird frei auswachsend, mehr vegetativ werdend, ampliiert und in Teilsporangien zerlegt, zum Sporangienträger von *Ophioglossum*, einer ventralen Excrescenz; die zwei ventralen Sporangien des Antherentypus werden in der verlaubenden Anthere ebenfalls zur ventralen, aber dem Hauptblatt natürlicherweise angewachsenen Excrescenz. Diese Übereinstimmung zwischen dem Fruchtblatt von *Ophioglossum* und der verlaubten Anthere rührt aber nicht davon her, dass die Anthere von jenem Fruchtblatt abstammen würde, wie ich anfänglich glaubte, sondern davon, dass beide aus einem wesentlich identischen Sporangiophor durch Verlaubung in analoger Weise entstanden sind.

Die Bildung der Ovula durch Zerteilung der in der Anthere gestreckten ursprünglichen Sporangien führen wiederum solche Abnormitäten uns vor Augen, in denen Zwitterblätter gebildet werden, welche Antherenfächer und Ovula zugleich tragen. Ich verweise nur auf die von Engler gegebenen Darstellungen von eichentragenden Staubblättern von *Sempervivum tectorum*[1]), aus welchen man ersieht, wie aus den durch Vegetativwerden der Pollenfächer entstandenen Rändern der Hauptspreite und der Excrescenzflügel je eine Reihe von Samenanlagen hervorgesprosst ist, welche die durch Zerteilung der Pollenfächer entstandenen Archespore (Keimsackmutterzellen) in sich enthalten. Oft ist (Fig. 59 *a b* der Figurentafel) im oberen Teil der Anthere jedes Pollenfach noch erhalten, während dasselbe im unteren Teil durch eine Reihe von Samenlagen ersetzt ist, oder es sind einzelne Pollenfächer noch ganz ausgebildet, andere zur Gänze von einer Eichenreihe abgelöst. In der Fig. 57 waren jedoch alle vier Flügelränder der metamorphen Anthere mit Eichen besetzt, ein Fall, der auch normal auf den Carpellen bei manchen Pflanzen, z. B. nach Payer bei den Cistaceen vorkommt, wo die Wandplacenten 4 Reihen Ovula, also jede Carpellfläche 2 Reihen erzeugt. Darin verrät sich noch die radiäre Bildung des ursprünglichen Sporophylls. Wenn aber die Reihen der Ovula noch mehr vermehrt sind, bis zuletzt fast die ganze Innenfläche der Carpelle mit Eichen besetzt ist, so wiederholt sich dieselbe Ampliation auf der

---

1) Engler, Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. Pringsheim's Jahrbücher 1875. Taf. XXIV.

Oberseite des Carpells, die bei *Cycas* auf der Unterseite des Staubblattes stattgefunden hat.

In solchen Abnormitäten, wie sie *Sempervivum tectorum* in seinen metamorphen Staubblättern besitzt, wiederholt sich nur, was phylogenetisch bei der Entstehung des ovulatragenden Carpells aus dem rein reproductiven, noch ungeschlechtlichen, tetrasporangischen Sporangiophor (dem die Anthere noch sehr nahe steht) einstmals, freilich nicht so plötzlich, sondern wohl nur sehr allmählich stattgefunden hat. Diese Abnormitäten beruhen aber auf keinem Rückschlag, denn die Staubblätter von *Sempervivum* sind zuvor niemals Carpelle gewesen, sondern es erfahren abnormalerweise die ursprünglicheren Antheren eine carpelläre Metamorphose, welche also keinen atavistischen, sondern progressiven Charakter hat. Dennoch sind sie von hohem morphologischen Werte für das Verständnis der Phylogenie. Die oft zu lesende Behauptung, dass nur jene Abnormitäten morphologischen (und phylogenetischen) Wert haben, welche einen atavistischen Rückschlag bedeuten, erweist sich damit als unwahr. Auch die progressiven abnormalen Metamorphosen sind morphologisch und phylogenetisch wertvoll, da sie einen Vorgang vor unseren Augen wiederholen, der sich ganz analog vielleicht in einer ganz anderen Pflanzenclasse phylogenetisch vollzogen hat.

Die normale Anthere ist nicht aus einem vierflügeligen oder doppelspreitigen vegetativen Blatte entstanden, in welches sie abnormal wieder zurückgehen würde; sondern das doppelspreitige Blatt ist eine neue Umbildungsform, durch Verlaubung hervorgebracht, aber sie wiederholt in etwas anderer Form das doppelspreitige Fruchtblatt einer Ophioglossee, insbesondere von *Ophioglossum* selber.

Dasselbe gilt auch von den Vergrünungsmetamorphosen des Ovulums. Dieses ist ursprünglich allerdings nichts anderes als ein Macrosporangium, und ein nacktes Ovulum (wie das der Santalaceen) ist auch nicht weiter von einem solchen verschieden. Aber wie der Sporangienträger der Urform zu einem blattartigen Carpell verlaubt oder entschiedener vegetativ wird, so auch die Basis des Ovulums, welche dann in eine oder zwei blattartige Hüllen um das eigentliche Sporangium (Nucellus) auswächst. Das Macrosporangium, resp. Ovulum, ist ein ausgegliederter Teil des Sporangiophors, also auch des späteren bilateralen blattartigen Carpells, in der Regel randständig, als solches muss es, wenn es in der Vergrünung mehr oder weniger vollkommen vegetativ wird (wobei der Nucellus aufhört, ein Archespor zu producieren, da auch dieses vegetativ sich ausbildet, wie z. B. die Trabeculae von *Isoëtes*), Gestalt und inneren Bau eines gewöhnlichen Fiederblättchens des Fruchtblattes annehmen, welches den vegetativen Nucellus entweder terminal oder gewöhnlich lateral auf seiner Oberseite trägt, oder, wenn die Verlaubung sehr frühzeitig stattfindet, überhaupt nicht mehr als unterscheidbares Gebilde erkennen lässt. Es wäre allerdings gefehlt, daraus

zu schließen, das Ovulum sei aus einem vegetativen Fiederblättchen mit lateralem Macrosporangium entstanden. Ich habe früher diesen Fehler begangen, aber schon 1880 in der Arbeit über die Homologien bei Phanerogamen und Gefäßkryptogamen widerrufen. Die Vergrünung des Ovulums ist kein Rückschlag, sondern ein progressiver Vorgang, der wieder im Kleinen wiederholt, was einst im Großen bei der Entstehung der laubigen, zusammengesetzten Fruchtblätter der Farne und dann auch der Laubblätter überhaupt eine bedeutsame Rolle gespielt hat. Die Bildung eines Indusium inferum um den Sorus (am schönsten bei *Cyathea*), bei *Lygodium* um ein einzelnes Sporangium auf der Unterseite eines Farnblättchens wiederholt sich in den Vergrünungen des Ovulums öfters, wenn das innere Integument um den Nucellus auf die Unterseite der von mir so genannten Funicular- oder Grundspreite gelangt, was ich hier nur andeute, ohne es weiter auszuführen. Welch großen morphologischen und phylogenetichen Wert die Vergrünungen des Ovulums haben, trotzdem ihnen die Bedeutung eines Rückschlags abgeht, das hat sich gerade bei den Gymnospermen, und zwar bei den Coniferen bewährt, da, wie ich in den »Gymnospermen« gezeigt, der Ursprung der Araucariaceen aus dem älteren Stamme der Taxaceen und das morphologische Verhältnis der das Ovulum auf der Unterseite tragenden Carpelle der Araucariaceen zu den Ovularcarpellen der Taxaceen nur durch die Kenntnis und Verwertung der Ovularvergrünungen richtig erfasst werden kann. So wie einstens aus dem äußeren Integumente des Ovularcarpells einer Taxacee das flache Carpell einer Araucariacee mit unterseitigem hemichlamyden Ovulum (dessen einziges Integument dem inneren einer Taxacee homolog ist) durch weitere Verlaubung, Vergrößerung und flache Ausbreitung hervorgegangen ist, so entsteht noch heutzutage aus dem normalen Ovulum einer beliebigen Pflanze in einem gewissen Verlaubungsstadium jene ganz analoge Form, in der das innere Integument mit Nucellus auf der Unterseite der Grundspreite sitzt.

Die weitere Frage ist nun die, ob man aus den vegetativen Umbildungen (Vergrünungen) den morphologischen Wert eines Fortpflanzungsorgans, eines Eichens, einer Anthere erkennen kann. Ist die Anthere wirklich ein doppelspreitiges Blatt, weil sie sich in ein solches umwandeln kann, ist das Ovulum wirklich einem Fiederblättchen des Carpells homolog?

Viele Botaniker verneinen diese Frage, indem sie die Sporangien, auch die Ovula, für Gebilde sui generis erklären. Es ist nun richtig, dass die angiosperme Anthere aus keinem doppelspreitigen Blatte, das Ovulum aus keinem vegetativen Blättchen entstanden ist. Das genetische Verhältnis ist umgekehrt. Aber die Homologie, die morphologische Gleichwertigkeit besteht dennoch zwischen der reproductiven und der vegetativen Form. Ein Staubgefäß hat den morphologischen Wert eines Laubblattes, obwohl es nicht aus einem solchen entstanden ist, sondern umgekehrt das Laub-

blatt, wenn auch nicht aus dem Staubblatt, so doch aus dem vorausgegangenen Sporophyll und dem rein reproductiven Sporangienträger.

Das Sporangium, auch das Ovulum, ist seinem Ursprung nach eben nur Sporangium, aber es ist homolog und von gleichem morphologischen Werte mit jenem vegetativen Gebilde, in das es sich durch Vegetativwerden seines sporogenen Gewebes umbilden kann. Ein primäres Sporangium, welches direct aus der Achse entspringt, ist einem ganzen Blatte homolog und könnte sich vegetativ werdend in ein kleines einfaches Blatt umwandeln. Ein solches Sporangium-Blatt hat beim ersten Auftreten von Gefäßkryptogamen jedenfalls existiert, ist aber jetzt unter diesen nicht mehr vorhanden, aber bei den Taxaceen und Gnetaceen ist es als behülltes Ovulum und bei *Gnetum* auch als nackter Pollensack infolge einer späteren Reduction wiedererschienen. Ein secundäres Sporangium (Eusporangium), durch Verzweigung des primären entstanden, ist homolog einem Blattgliede und kann sich am Rande des bilateralen Blattes vegetativ werdend in ein Seitenblättchen oder (an der Anthere) in eine vegetative Blatthälfte, wenn auf der Fläche desselben situiert (ebenfalls an der dithecischen Anthere), in eine Excrescenz wirklich umbilden. Nur die Leptosporangien der Farne, die letzten, schwächsten Auszweigungen von vegetativ gewordenen Eusporangien (als Fiederblättchen) haben kein vegetatives Homologon, denn die Trichome, mit denen sie den oberflächlichen Ursprung aus der Epidermis gemein haben, können allerdings nicht als ihnen homologe Gebilde angesehen werden, da sie überall auf allen Teilen des Pflanzenkörpers auftreten können.

---

Der Hauptpunkt der gegenwärtigen Mitteilung, das Ergebnis reiflichen Nachdenkens über alle einschlägigen Thatsachen ist dies, dass die älteste ursprüngliche Form des rein reproductiven Sporophylls die radiäre gewesen ist, welche sich noch vielfach erhalten hat, meistens aber infolge ausgiebigeren Vegetativwerdens in die bilaterale Form übergegangen ist. Die Gymnospermen haben die radiäre Form beim Beginn ihrer Entwickelung überkommen, und aus ihr sind alle anderen Formen ihrer Staubblätter und Carpelle hervorgegangen. Von diesem neuen Gesichtspunkte aus wird in die phylogenetischen Verhältnisse der Gymnospermen unter sich und zu den Gefäßkryptogamen, im Allgemeinen auch zu den Angiospermen volle Klarheit gebracht. Meine theoretischen Ausführungen und Anschauungen in meiner Schrift über die Gymnospermen, welche von der bilateralen Form des Sporophylls als der ursprünglichen ausgegangen waren, erfahren damit eine entsprechende, wichtige Correctur. Im Übrigen habe ich aber an den dort gegebenen Darlegungen nicht das Geringste zu ändern.

---